Zur Evolution der Zeichnung bei den holometabolen Insekten

von

J. C. H. DE MEIJERE (Amsterdam).

Das Thema der Evolution der Zeichnung bei den Lepidopteren u. s. w. erfreut sich in den Niederlanden gegenwärtig regen Interesses.

Nachdem VAN BEMMELEN vor wenigen Jahren (1912) seine Ansichten über die primitive Zeichnung der Tagfalter dahin zusammengefasst hatte, dass eine Längsstreifung, längs den Adern und als Zellenmittelstreifen, das primäre Moment bilde, woraus die Fleckenzeichnung herzuleiten sei, trat ich dieser Meinung in einem Aufsatz in Tijdschrift voor Entomologie, Bd. LIX, 1916, S. 55—147 (Übersicht 143—147) entgegen. Ich zog dabei auch die Dipteren und Neuropteren in Betracht, ferner auch zahlreiche Repräsentanten der Heteroceren.

Was die Dipteren anlangt, so kam ich zum Schlusse, dass hier im allgemeinen an verschiedenen Stellen des Systems eine progressive Zeichnungsentwicklung erkennbar ist, wobei indessen keine einheitliche Entwicklungsreihe festzustellen ist, sondern verschiedenartige Momente, teils in Beziehung zu, teils ohne Beziehung zum Geäder, eine Rolle spielen, sodass verwandte Formen öfters verschiedenartig aussehen, ähnliche Entwicklungsstufen dagegen in verschiedenen Familien wiederkehren, wie ich das l. c. ausführlich durch Beispiele erläutert habe. Als gleich verschiedenartig ergaben sich die Entwicklungsrichtungen, welche von den Neuropteren eingeschlagen sind. Bei den Lepidopteren konnte ich mehrere der für die Dipteren angenommenen Momente wiederfinden, im allgemeinen ergaben sich bei

diesen die mediane Zellfleckung, die Längsaderstreifung und die Queradersäumung als von hervorragender Bedeutung. Sehr viele Zeichnungsmuster liessen sich auf diese zurückführen, und in den verschiedensten Familien findet man diese in einfacher Form vertreten.

Als primäre Zeichnung der Raupen gab ich eine Punktierung an, welche sich nach den bekanntlich eine bestimmte Anordnung zeigenden Borstenhaaren richtet. Sie ist namentlich bei jungen Raupen erkennbar, bei älteren durch Ausbildung sekundärer Borsten und Zeichnungsänderungen verwischt. Entsprechende Fleckung findet sich öfters bei den Imagines und bei Tagfalterpuppen. Den letzteren hat deshalb VAN BEMMELEN eine hohe phylogenetische Bedeutung zugeschrieben, indem er die Färbung ihres Körpers und ihrer Flügelscheiden aus derjenigen eines vielleicht noch flugfähigen Subimagostadiums herleitete. Diesem konnte ich nicht beistimmen, sondern war der Ansicht, dass diese Tagfalterpuppen eine sekundäre Entwicklung zeigen und aus viel einfacher, gleichförmig gefärbten Puppen hervorgingen, wie sie heute noch die Neuropteren und auch zahlreiche Microlepidopteren, Hepialiden u. s. w. zeigen. Dass dennoch eine Ähnlichkeit in der Zeichnung mit der primitiven Raupenpunktierung vorhanden ist, führte ich darauf zurück, dass bei diesen Puppen im allgemeinen wieder die Stellen der Sinnesborsten am ehesten zur Pigmentablagerung gewählt werden, während in den Flügeln namentlich auch wieder gewisse Beziehungen zum Geäder zu erkennen sind, sodass hier gewisse Zeichnungsmuster der imaginalen Flügel mehr oder weniger imitiert werden.

In der letzten Zeit sind wieder einige Arbeiten erschienen, welche sich mit dem Thema beschäftigen, nämlich drei Aufsätze von VAN BEMMELEN [1]) und die Inauguraldissertationen

---

[1]) BEMMELEN, J. F. VAN. Die Flügelzeichnung der Hepialiden. Zool. Anz. XLVIII. 1916. S. 167—187.

BEMMELEN, J. F. VAN. Het kleurenpatroon der Diptera-vleugels. Verslag K. Akad. Wet. Amsterdam, XXV, 1917, p. 1287—1303.

BEMMELEN, J. F. VAN. Ontwikkeling van het kleurenpatroon op vleugels en lichaam der Lepidoptera. Handel. 15e natuur- en geneesk. congres, 1915, p. 281—301.

von BOTKE [1]) und SCHIERBEEK [2]). Weil in diesen Arbeiten mein Standpunkt in verschiedenen Hinsichten kritisiert wird, so sei es mir erlaubt, hier einige Bemerkungen zu veröffentlichen, welche zur Verständigung beitragen mögen.

BOTKE gibt in seiner Abhandlung nach einer historischen Einleitung über die Phylogenie der Zeichnung bei den Lepidopteren seine eigenen Untersuchungen, welche sich indessen hauptsächlich auf einige, z. T. einander recht ähnliche Cossiden beschränken. Ein Vertreter der verwandten Arbeliden, eine Micropterygide und ferner einige Trichopteren wurden weiterhin in Betracht gezogen.

Er zieht den Schluss, dass ein System internervaler Querstriche das primitive Muster repräsentiert, welche Striche selbst wieder phylogenetisch auf erloschene Queradern bezogen werden. Erst aus diesen Strichen seien dann die Zwischenaderflecke hervorgegangen. Auch ich habe in meiner Abhandelung p. 108 ff. die auch von anderen schon hervorgehobene Bedeutung eines erloschenen Queradersystems als Leitmotiv für die seriale Fleckenanordnung besprochen; es schien mir sehr problematisch, ob die bei phylogenetisch tieferstehenden Gruppen vorhandenen, öfters gesäumten Queradern bei der Fleckenbildung der Lepidopteren eine Rolle spielen, und ich liess unentschieden, ob in dem Falle die Flecke als Queradersäume oder als Kernflecke in den entsprechenden Zellen zu deuten wären. Jedenfalls scheinen mir die von BOTKE beschriebenen Cossiden wenig geeignet als Beispiele uralten Musters zu dienen; ich sehe in ihnen eine hochgradige Entwicklung einer sympathischen borkenähnlichen Färbung, welche ich in meinem Aufsatze S. 84 aus einer *Zeuzera pyrina*-ähnlichen Fleckenzeichnung herleitete. Dieser Weg scheint mir besser verständlich als der umgekehrte. Eine ebensolche sympathische Färbung zeigen die von BOTKE

[1]) BOTKE, J. Les motifs primitifs du dessin des ailes des Lepidoptères et leur origine phylétique. 1916, auch: Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. (2) XV, p. 115—260.

[2]) SCHIERBEEK, A. On the setal pattern of caterpillars and pupae 1917; auch: Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. (2), XV, p. 261—416.

SCHIERBEEK, A. Over het setale patroon der rupsen II. Versl. k. Akad. Wet. Amsterdam. XXV, 1917, p. 1305—1309.

aufgeführten Neuropteren, und schon bei der *Neuronia imperialis* ist vielmehr ein Tropfensystem in der Flügelendhälfte als ein Querstrichsystem erkennbar. Wenn BOTKE auch bei Vanessen die Querstrichelung, welche er hier als „traits effilochés" bezeichnet, wiederfinden will, so scheinen mir diese mit dem primären Zeichnungsmuster überhaupt nichts zu tun zu haben, sondern es sind eher spät erworbene Elemente der sympathischen Färbung. Überdies zeigen eben dieselben Flügel in den kleinen, schwarzen, runden, oft weiss gekernten Flecken die Reste der wirklich primären *Argynnis*-Zeichnung, während viele Tagfalter, manche Pieriden, Lycaeniden u. dgl. wohl diese, aber nicht die sympathische Querstrichelung zeigen, welche offenbar von ersterer unabhängig und von sekundärem Charakter ist. Auf sie führe ich auch die Zeichnungen der BRYK'schen aberrativen *Gonepteryx rhamni*, zurück, wie ich es in meiner Abhandlung (p. 94) schon ausführlich erörtert habe, und messe diesem Exemplar somit keine sehr hohe phylogenetische Bedeutung bei. Was primitiver ist, Querstriche oder Flecke, welche beide bei *Argynnis* vorkommen, ist überhaupt nicht aus der Betrachtung einiger wenigen Arten zu entscheiden. Meine Untersuchungen über eine weit grössere Anzahl von Schmetterlingen der verschiedensten Familien, wobei ich immer in jeder Familie das primitivste Muster zu erforschen suchte, haben mich wiederholt auf das Fleckensystem geführt, und aus diesem liessen sich Querstriche herleiten, weiter Querlinien, u. s. w. Mehr kann man immerhin nicht tun als nach Untersuchung möglichst vielen Materials so weit möglich nach unten vorrücken. Auch der vereinzelte, mit BOTKE's Ansichten stimmende Befund bei *Eriocrania sparmannella* scheint mir von wenig Bedeutung, so lange nicht die Micro's eingehender untersucht sind. Dass sie eine primitive Form ist, sagt eben nichts, weil wir gerade bei den alten Microfamilien oft offenbar verwickelte, sekundäre Färbungsverhältnisse finden, oft komplizierter und von anderer Natur als die der Macro's; schon bei *E. fastuosella* ZELL. ist das Verhalten der Flecke ein anderes (meine Abh., p. 86, wo indessen Zeile 5 v. u. Längsadern statt Queradern zu lesen ist). BOTKE's Beispiele würden eben auch nur dann beweisend sein, wenn bei Vertauschung

der Querstriche durch Queradern ein Adersystem entstehen würde, welches dem der Trichopteren bzw. Panorpaten genügend ähnlich wäre; dafür sind aber die Querstriche viel zu zahlreich, überdies zu variabel in Anzahl.

Dass ich bei Trichopteren, Dipteren und Lepidopteren trotz aller Verwandtschaft je auf verschiedene ursprüngliche Zeichnung geführt wurde, kann nur dann Wunder nehmen, wenn man diese Gruppen auf ein und dieselbe neuropteroide Form zurückführen will, ist aber sonst kein Hindernis, weil eben bei den Neuropteren s. l. die Zeichnung jetzt und auch wohl früher so ungemein verschieden ist. Was die Dipteren anlangt, so weist BOTKE auf den deutliche Queradersäume zeigenden *Bittacus tipularius* hin, und meint, diese seien von den Tipuliden direkt übernommen, sodass die ältesten Dipteren nicht farblos waren. Auch dies scheint mir wenig überzeugend; andere *Bittacus*-Arten zeigen wieder andere Muster, und diese Gattung besitzt überhaupt eigentümliche Merkmale spezialisierter Natur; bei *Panorpa* dagegen sind die Querstriche und Binden gerade nicht Queradersäume, sondern liegen *in* den Zellen. Es hat m. Er. nur Sinn, die Säume der Tipuliden auf den *Bittacus* zurückzuführen, wenn solche Säume das allgemeine Zeichnungsmotiv der Panorpata bildeten oder bestimmte Gründe vorlägen, die Dipteren gerade von einem solchen *Bittacus* herzuleiten, welchem wohl kein Entomologe beistimmen würde. Im übrigen glaube auch ich, dass die Queradersäumung der Tipuliden schon recht früh aufgetreten ist. Es tritt eben auch nie das vollständige Säumesystem des *Bittacus* auf, sondern es sind meistens nur die vorhandenen Queradern, dazu die queraderähnlichen Wurzeln der Längsadern und Gabelstellen gesäumt, sodass man bei der überhaupt oft deutlich progressiven Zeichnung die Säume gar nicht als Überreste zu deuten braucht.

Manche Dipteren der höheren Familien zeigen eben solch verwickelte Farbenmuster, dass hier an eine phylogenetische Recapitulation kaum zu denken ist, weil eben die Vorbilder in den älteren Insektengruppen nicht zu finden sind. Ich möchte hier eine fortschreitende Entwicklung für sich annehmen, welche öfters parallelen Wegen folgt. Je mehr ich die Insekten und ihre Verwandlungen studiere, um so mehr

komme ich zur Ansicht, dass eine polyphyletische, parallele Entwicklung in sehr vielen Fällen nachweisbar ist. Einem solchen Parallelismus, oder, wenn man will, Orthogenesis begegnen wir gerade bei den Dipteren auf Schritt und Tritt; ähnlicher Fühlerbau, ähnliche Nervatur, ähnlicher Bau des Tarsus, selbst ähnliche sekundär-geschlechtliche Merkmale (Kopfverbreiterung, Beinanhänge u. s. w.) kommen in ganz verschiedenen Familien vor. Zum selben Schlusse komme ich, was die Lepidopterenfärbung anlangt. Wenn man SEITZ' Palaearkten durchblättert, so wird man überrascht durch die häufige Wiederholung desselben, weit entwickelten Farbenmusters in verschiedenen Familien. Ich möchte hier nur beispielsweise darauf hinweisen, dass die bekannte, aus der von *Abraxas grossulariata* herzuleitende Färbung von *A. sylvata* (Seitz. Palaearkt. IV, Taf. 156) sich ausserdem findet bei *Culcula exanthemata* (ibid. IV, Taf. 14 f.), bei der Drepanide *Auzata superba* (ibid. II, Taf. 23 g), gewissermassen auch bei *Cilix glaucata* (ibid. II, 48 d), und bei der Noctuine *Tarache urania* und Verwandten (ibid. III, Taf. 52 i), dass in mehreren Familien hochentwickelte grüne Arten mit ein paar hellen Querlinien auftreten, wie auch in vielen Gruppen Augenbildungen aus den Queraderflecken entstehen. Soll dies nun anzeigen, dass dies alles schon dagewesen ist, und es sich bei den heutigen Formen um Rekapitulation auf Grund latenter Erbmassen handelt, sich also gewissermassen die Schmetterlingswelt zum 2ten Male herausbildet? Ich kann mich zu dieser Annahme nicht entschliessen, sondern möchte hierin Fälle von unabhängiger Entwicklungsgleichheit erblicken. Demnach kann ich auch VAN BEMMELEN nicht beistimmen, wenn er in ähnlichem Fall, wo bei den Hepialiden ähnliche Zeichnung in verschiedenen Gattungen als Endzustand auftritt, diese auf eine alte, wieder manifest werdende Erbmasse zurückführt. In meiner Abhandlung (p. 85, Anm.) trat ich dieser Ansicht, welche VAN BEMMELEN auch in seinem neuesten Aufsatze aufrecht hält, entgegen. Die Hepialiden sind offenbar eine sehr primitive Schmetterlingsfamilie, deren primäres Zeichnungsmuster, das o x o-Motiv (wobei ich allerdings das Hauptgewicht auf den o-Flecken, als den verbreiteten medianen Fleckenreihen homolog, legen

möchte) sich in eigener Weise differenziert hat. VAN BEMMELEN betont nun, dass diese sekundären Umbildungen bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den Gattungsmerkmalen sind; innerhalb einer einzigen Gattung finden sich mehrere Umbildungstypen, und ein und derselbe Typus tritt in mehreren Gattungen auf, und er schliesst hieraus, dass jede Eigenschaft älter ist nicht nur als das Genus, sondern selbst als die Familie, die meisten sogar als die ganze Ordnung der Lepidoptera. Das Endresultat ist also nach ihm schon bei einem der gemeinsamen Vorfahren vorhanden gewesen. Ich möchte vielmehr annehmen, dass wir es auch bei diesen progressiven Differenzierungen mit einer parallelen Entwicklungsgleichheit in verschiedenen Gattungen zu tun haben. Älter als die Familie dürfte eben nur das primäre Zeichnungsmuster der o-Flecke sein.

Neuerdings ist VAN BEMMELEN (Versl. Akad. Wetensch. Amsterdam 26, 1918, p. 894—905) der Ansicht, dass das auch von mir besprochene Fleckensystem der Arctiiden nur scheinbar primitiv ist; es sei, wenn ich gut verstanden habe, aus dem o x o-system der Hepialiden herzuleiten durch secundäres Verwischen der Hälfte der Flecken, von welcher öfters noch Reste, so z. B. bei *Utetheisa* nachweisbar seien. Ich hatte das Rot hier als Grundfarbe angenommen und die weissen Stellen nur als sekundäre helle Säume der schwarzen Flecke gedeutet und bin auch jetzt noch nicht von ihrer höherer Bedeutung überzeugt, u. a. weil bei solchen Arctiiden auch die Flecke auf dem Halskragen und Schulterplatten ganz dieselben hellen Säume zeigen.

Die auch bei mehreren *Argina*-Arten deutlichen, hellen Säume zeigen, entgegen dem Verhalten der Zwischenräume zwischen den o x o auch gar keinen Zusammenhang mit den Längsadern. Weil bei diesen Fleckenfragen keine weiteren morphologischen Eigenschaften zur Entscheidung herbeizuziehen sind, so scheinen mir die Homologien, sobald etwas dagegen spricht, doch zu hypothetisch, um darauf weitere Schlüsse aufzubauen.

Im übrigen habe auch ich (meine Abh., p. 85) die x-Flecke der Hepialiden schon mit der roten „Grundfarbe" der *Utetheisa* (= *Deiopeia*) homologisiert.

Indessen freut es mich, dass auch VAN BEMMELEN jetzt,

wie z. B. aus seinen Angaben über *Coscinia striata* und *cribrum* hervorgeht, die Längsstreifung aus Fleckung hervorgehen lässt, also gerade das annimmt, was ich in meiner früheren Abhandlung nachzuweisen versuchte.

In gleicher Weise verhält sich die Sache bei den Dipteren. Weil sich hier farblose und in verschiedener Weise gefärbte Flügel in vielen Familien wiederfinden, so muss man hier entweder eine parallele Entwicklung in der Richtung der Farblosigkeit oder eine solche in verschiedenen Zeichnungsrichtungen annehmen. Bei der oft offenbaren Progression in der Verwickelung der Muster scheint mir letztere Annahme den Tatsachen am besten zu entsprechen.

M. Er. haben wir es auch hier mit neuen Merkmalen zu tun und liegt kein Grund vor, an eine Rekapitulation älterer Zustände festzuhalten, weil wir solche Muster in der Ahnenreihe der Dipterenordnung überhaupt nicht mit Sicherheit kennen, die Muster sich vielmehr den heutigen Verhältnissen des Geäders, Flügelumrisses u. s. w. oft unmittelbar anschliessen, also einen ganz eigenen Charakter tragen. Dass die allgemeine Potenz zur Pigmentbildung sich gelegentlich auch an den Hypodermiszellen des Flügels äussern kann, auch dafür braucht man kaum auf ein alte Vorfahrenstufe zurückzugreifen.

Die Phylogenie der Dipterenzeichnung ist eben ein viel verwickelteres Problem als dasjenige der Vogelbezahnung, welche BOTKE mir gegenüber vergleichsweise heranzieht. Die Fälle würden nur dann ähnlich sein, wenn zahnlose und in allerhand Weise bezahnte Formen sich nicht nur bei den Reptilien, welche als Vorfahren der Vögel in Betracht kämen, sondern bis in die höchst entwickelten Vogelfamilien gemischt vorfänden. Ich habe natürlich nicht nur auf die Anzahl der ungefärbt-flügeligen Dipteren geachtet, als ich dies Verhalten als Ausgangspunkt für die Zeichnung annahm, es fehlte mir eben der Grund, ein bestimmtes Farbenmuster als das primitive anzunehmen. Auch jetzt sehe ich keinen zwingenden Grund, die in verschiedenen Familien sporadisch auftretende, ziemlich schematisch gleichmässige Fleckung (mehrere Tipuliden, Chironomiden wie *Chironomus marmoratus*, *Tanypus guttipennis* und *monilis* u. s. w., *Haematopota*, *Hydro-*

phorus, *Ardoptera*, mehrere Sciomyziden, Ephydrinen, *Traginops* u. a.) als vornherein beibehaltenes primäres Muster zu deuten. Wollte man von dieser primären Fleckenpatrone ausgehen, so könnte man eben annehmen, dass es sich bei sehr wenigen Formen verschiedenster Gruppen bewährt hat, bei den übrigen auf parallelen Linien in sehr divergenten Richtungen entweder weiterdifferenziert oder bis zur Farblosigkeit reduziert hat. Möglich wäre das immerhin, die Tatsachen sprechen hierfür m. Er. bei unbefangener Betrachtung einstweilen nicht genügend, weil genügender Anschluss unter einander sowie an eine gemeinsame stammelterliche niedrigere Insektenordnung fehlt; ein wiederholtes Auftreten, auch dieses einfachen Musters kann ich mir sehr wohl denken. Vielleicht spricht für sein secundäres Auftreten der Umstand, dass gerade bei mehreren dieser Formen auch die Beine gefleckt oder geringelt sind, öfters auch der Thorax. Diese in verschiedener Anzahl vorhandenen Querringeln an den Beinen weisen immerhin schon darauf hin, dass für eine solche seriale Verdunkelung es nicht notwendig ist, auf erloschene Queradern zurückzugreifen. Das nimmt natürlich nicht hinweg, dass innerhalb bestimmter Grenzen sich das Muster bei verwandten Formen weiter differenziert haben mag, also z. B. nicht jede Tipulidenform es für sich erworben zu haben braucht. Falls das Muster in mehreren Gruppen selbständig auftrat, so fehlt mir das Sinnesorgan zur Entscheidung, beim Mangel einer unzweifelhaft ähnlich gefärbten Vorfahrengruppe, ob dieses auf Grund eines bestimmten Erbmaterials von statten geht.

Ich möchte mich den Tatsachen entsprechend mit Feststellung des Auftretens begnügen und keine ganz hypothethische Verbindungslinien ziehen. Im übrigen bin ich der Ansicht, dass, wie auch bei den Lepidopteren, Hin- und Herschwankungen stattgefunden haben, weshalb gelegentlich bestimmte wenig gefärbte Muster aus verwickelter gezeichneten hervorgegangen sein könnten. Solche spezielle Fälle bleiben aber, bei der vielfachen Durchflechtung der übrigen Merkmale, oft unsicher.

Die grosse Zeichnungsdivergenz innerhalb einer und derselben Gattung, wie wir sie auch bei Lepidopteren, z. B.

bei *Papilio*, wiederfinden, weist überdies darauf hin, dass diese unserem Auge besonders auffälligen Merkmale auf unserer Beobachtung nicht entsprechend starken Constitutionsänderungen beruhen, deren Phylogenese deshalb schwer in Einzelheiten zu eruieren sein wird.

Van Bemmelen gibt eben auch die parallelen Reihen in den verschiedenen Familien zu, will aber eine polyphyletische Neuentwicklung homologer Zeichnungen durch die Annahme umgehen, dass die gemeinschaftlichen Vorfahren der mit einander verwandten Genera und höherer Gruppen schon alle diese verschiedenen Muster besassen, und dass ihre Nachkommen die Anlage zu der ganzen Serie die Farbenzeichnungen von ihnen ererbt haben. Ganz wie van Bemmelen für die Hepialiden annimmt, seien die Motive und Muster der Farbenzeichnung älter als die Geschlechter und Familien, in welchen sie auftreten. Weil derartige Parallelreihen nun aber nicht auf die Zeichnung beschränkt sind, sondern sich auch bei mehreren anderen Merkmalen wiederfinden, so würde dieses Prinzip in seiner Consequenz dazu führen, dass man die Dipteren von einem hochentwickelten Dipteron herleiten müsste. Ich möchte mich lieber denjenigen Forschern anschliessen, welche für die Bedeutung der parallelen Evolution eingetreten sind, und meine, dass diese gerade bei den äusserst formenreichen Insekten eine sehr grosse Rolle spielt, was die Aufstellung spezieller Stammbäume in dieser Gruppe natürlich sehr erschweren würde. Es handelt sich hier nicht um blosse Convergenzen, sondern um parallele Entwicklungsgleichheit, sodass Feststellung der Homologie nicht einmal genügt, um auf eine monophyletische Entstehung schliessen zu dürfen. Es berührt mich hier angenehm, dass Schierbeek für das Borstensystem der Raupen eine parallele Entwickelung in verschiedenen Familien anzunehmen geneigt ist. Es mache nach ihm den Eindruck, dass die Familien sich unabhängig von und parallel zu einander entwickelt haben, und auch eine polyphyletische Entstehung der Holometabolie hält er nicht für unmöglich. Würde dann auch dieses darauf hindeuten, dass bei den gemeinsamen Vorfahren diese Eigenschaften schon einmal vorhanden gewesen sind? Dass wir im übrigen in unserem

Erbmaterial die Eigenschaften unserer gesamten Vorfahren besitzen, damit werden zahlreiche Vererbungsforscher doch nicht einverstanden sein.

Dass sich innerhalb bestimmter Grenzen Zeichnungsverhältnisse mit einander phyletisch in Beziehung bringen lassen, habe ich nie geleugnet, habe dies auch z. B. für *Haematopota* p. 67, für *Tetanocera* p. 69 u. s. w. genügend betont. Im übrigen habe ich meinerseits mehr auf die grosse Divergenz hingewiesen, sodass die eben vorhandene Zeichnung verwandter Formen aus nicht homologen Elementen bestehen kann, ferner auf das Auftreten übereinstimmender Färbungen in weit getrennten Gruppen. Dass sich auch bei den Trypetinen bestimmte Entwicklungsreihen feststellen lassen, habe ich selbst auch angegeben. Was die gelblichen Tropfenflecken anlangt, welche ich als besondere Neubildung, van Bemmelen als Stadium im Verschwindungsprozess von Glasflecken betrachtet haben will, so bin ich durch seine Ausführungen nicht gerade überzeugt. Im allgemeinen findet die Verkleinerung der glashellen Stellen durch einfache Ausdehnung der dunklen Partien statt, und gerade bei den breitflügeligen, mit ihren Flügeln prunkenden Platensinen dürfte es sich doch um etwas mehr Progressives als eine Reduktion zur Einfärbigkeit handeln, sowie auch die mit bestimmten Stäbchen besetzten Fleckchen von *Rhabdochaeta* und Verwandten offenbar etwas Neues sind.

Mich erinneren die gelben Fleckchen der *Tephritis flavipennis* und dgl. mehr an die helleren Kerne in Queradersäumen, wie sie z. B. die Tipulide *Idioptera* zeigt. Dass auch bei meiner Auffassung solche Fleckchen bei verwandten Formen glashell werden können, habe ich selbst p. 71 auch betont.

Die schematisch schöne Anordnung der Fleckchen bei *Poecilostola angustipennis* Meig., welche van Bemmelen nach van der Wulp abbildet, findet sich leider nur in dieser Zeichnung, bei den Tieren selbst sind diese Fleckchen weit unregelmässiger zerstreut. Wenn van Bemmelen meint, dass die 3 Fleckenreihen in der drittletzten Zelle auf eine erloschene Längsader hinweisen, so ist dies offenbar nicht richtig, weil hier überhaupt keine Längsader fehlt, sondern

die Zelle hier von Cu_2 und An_1 begrenzt ist, während Cu_1, wie bei den Limnobiinen gewöhnlich, die Discoidalzelle unten begrenzt. Desgleichen ist nach meiner Erinnerung auch bei mir die jetzt von VAN BEMMELEN ventilierte Ansicht aufgekommen, dass der dunkle Medianstreifen in der 1ten Hinterrandzelle und der darüber liegenden Zelle bei Tetanoceren z. B. auf je eine erloschene Längsader zurückzuführen sei. Ich habe diese Ansicht aber gleich fallen gelassen, weil die Erlöschung solcher Zweige hier wie bei den Tipuliden in anderer Weise zu denken ist, nämlich nicht durch Wegfall, sondern durch Verschmelzung, bzw. allmähliche Verlängerung der Gabelstiele auf Kosten der am Flügelrande liegenden Gabel. Somit liegt für die Annahme einer median in den Zellen übrig bleibenden Spur kein Grund vor.

Es hat mich sehr gefreut, dass SCHIERBEEK in seiner Arbeit, in welcher er bei einer Anzahl Raupen die primäre Punktierung, bzw. Beborstung ausführlich beschreibt, mit mir einverstanden ist, dass beide einander entsprechen. Trotz der ausführlichen angegebenen Literatur hat er ein Paar für ihn wichtige Arbeiten übersehen. Zunächst eine Abhandlung von VON VOSS [1]) über die Entwicklung der Sphingiden-Raupen, in welcher dieser Autor die primäre Beborstung des 1ten Stadiums derselben und ihr weiteres Los beschreibt. SCHIERBEEK's Angaben geben hiervon eine Bestätigung.

Dann wäre DAMPF's [2]) Arbeit über gehäusetragende Lepidopterenlarven von Interesse gewesen.

DAMPF beschreibt hierin eine Reihe von Micro-Raupen, bei welchen z. T die Chitinschicht nicht soweit reduziert ist, wie es bei den Macro-Raupen der Fall zu sein pflegt. Es sind hier bei vielen noch ausgedehntere Chitinstücke vorhanden, welche je mehrere Borsten tragen und den Beweis liefern, dass, wie bei anderen weichhäutigen Insektenlarven, die borstentragenden Wärzchen, welche gerade öfters pigmentiert sind, aus einem Zerfall der zunächst einheitlichen Tergite und Sternite in mehrere Sklerite, zusammen mit

---

[1]) VOSS, H. VON. Die Entwickelung der Raupenzeichnung bei einigen Sphingiden. Inaug. Diss. Feiburg i. Br. 1911.

[2]) DAMPF, A. Zur Kenntnis gehäusetragender Lepidopterenlarven. Inaug. Diss. Königsberg. 1910.

etwaigen besonderen pleuralen Skelettstückchen hervorgehen.

In Hinsicht auf die *Panorpa*-Larve hätte SCHIERBEEK eingehendere Angaben über die Beborstung in MIYAKÉ's bezüglicher Arbeit gefunden.

Was das Zusammengehen von Flecken und Borstenhaaren anlangt, so möchte ich betonen, dass VAN BEMMELEN in seinen Aufsätzen (1912 und 1913) diese Tatsache nicht erwähnt, sondern nur auf die primäre Fleckung hinweist. Gerade auf die Tatsache, dass die Einpflanzungsstellen der Borsten am ehesten pigmentiert sind, habe ich meine Ansicht gegründet, dass die m. Er. sekundäre Fleckung der Tagfalterpuppen eine bestimmte Ähnlichkeit mit der Raupenfärbung darbieten muss. Im übrigen waren die borstentragenden „Punktwarzen" sehr vieler Raupen den Lepidopterologen schon lange bekannt, für die Zeichnung wurden sie, so auch offenbar von SCHRÖDER bei der *Abraxas grossulariata*-Raupe, immerhin mit Unrecht nicht einmal mitgezählt, und die auf sie folgende Längsstreifung als 1^tes^ Zeichnungsmotiv beschrieben.

Trotz dieser auch von mir angegebenen Homologie der Borsten- und Fleckenanordnung sind beide von verschiedenem phylogenetischen Alter; die Beborstung ist offenbar viel älter, findet sich auch bei primitiven Insektenlarven mit einheitlichen und einfarbigen Tergiten und Sterniten. Gerade viele primitive, nicht gefleckte Micro-, bzw. Heterocerenpuppen zeigen es in schematisch einfacher Ausbildung, während bei den Rhopalocerenpuppen auch hierin verwickeltere, offenbar sekundäre Verhältnisse vorwalten. Auf die bekannte Tatsache, dass die älteren Raupenstadien sich in besonderer Richtung weiter entwickelten und deshalb die Puppen in bestimmten Hinsichten einfachere Verhältnisse zeigen können, habe ich in meiner Abhandlung p. 143 gleichfalls schon hingewiesen.

SCHIERBEEK betrachtet die Puppe als ruhende Subimago, welche er sich als mit Borsten und entsprechenden Flecken versehen denkt. Hepialiden- und andere einfarbige Heterocerenpuppen hätten von diesen nur die Borsten beibehalten, während gerade bei den Tagfalterpuppen die Flecke geblieben seien, die Borsten hingegen verschwanden. Eben deswegen

betrachtet er die Zeichnung der letztgenannten Puppen als primär, die einfarbigen Puppen als sekundär. M. Er. liegt indessen gar kein Grund vor, den Puppen der ältesten Familien (Micropterygiden, Hepialiden, anderen Micros u.s.w.) den Verlust der Flecken zuzuschreiben; diese Puppen sind vielmehr als gleichmässig gefärbt zu bezeichnen, weil bei ihnen nicht wie sekundär bei den Raupen die Chitinschicht sich in borstentragende Sklerite geteilt hat. Hierin stimmen sie ganz mit den Neuropterenpuppen überein und gleichen sie auch sehr dem gewöhnlichen Verhalten der orthorhaphen Dipteren. Ferner sind die Tagfalterpuppen durchaus nicht borstenlos, sie tragen im allgemeinen allerdings sehr kurze Sinnesborsten, deren Anordnung und Anzahl viel verwickelter ist als gerade bei den egal gefärbten Puppen.

Während hier öfters die Borsten nach einfachem Schema, dem der Raupe entsprechend, angeordnet sind, tragen bei den Tagfaltern die Flecke öfters je mehrere dieser Börstchen; sie zeigen demnach auch in der Beborstung ein viel mehr differenziertes Verhalten als die m. Er. primären Puppen der niederen Heteroceren, worauf ich auch schon in meiner Abhandlung (p. 140) hingewiesen habe.

Die auffällige Färbung vieler Tagfalterpuppen betrachte ich als eine sekundäre Erscheinung bei diesen dem Lichte ausgesetzten Organismen. In ähnlicher Weise zeigt auch die unverdeckt in den Sträuchen befindliche Puppe von *Abraxas grossulariata* besondere Färbung. Dass diese Geometride in allen Stadien primitive Färbung zeige, wie VAN BEMMELEN angibt, scheint mir wenigstens für die Puppe nicht richtig, denn die gelb- und schwarze Querbänderung hat zu den Sinnesborsten keine direkte Beziehung, bei der Verdunkelung treten eben in den ganzen, später schwarzen Ringen zahlreiche dunkle Fleckchen auf, der ganz glatte hintere Segmentabschnitt bleibt gelb, nur die winzigen Einpflanzungsstellen der Borsten werden braun. Die in der Erde überwinternde Puppe von *Abr. sylvata* ist wieder ganz dunkel, was hier wohl zweifelsohne das ältere Verhalten ist.

Wirklich primär scheinen mir die einfarbig hellbraunen Puppen vieler Micro's, der Hepialiden, Limacodiden u. s. w. zu sein, welche den Puppen der Neuropteren noch sehr

ähnlich sehen. Es berührt sonderbar, wenn SCHIERBEEK l. c. p. 134 solche Puppen als sekundär wegen ihrer Unbeweglichkeit betrachtet haben will und meint, dass sie deshalb im Cocon oder in der Erde verbleiben, und ich kann mir dies nur so erklären, dass er im besonderen mit den Puppen der Neuropteren ungenügend bekannt ist. Diese freien Puppen zeigen ja eine extreme Beweglichkeit. Nicht nur sind alle Abdominalringe für sich bewegbar, sondern auch Thorax und Kopf. Die Mehrzahl versucht mit den meistens gut ausgebildeten Mandibeln energisch zu beissen, wenn man sie beunruhigt, wie ich es bei *Sialis*, *Raphidia*, *Chrysopa*, *Myrmeleon*, *Panorpa* beobachten konnte; die von *Sialis* benutzen selbst ihre Beine und versuchen auf den Knieen weiter zu kriechen, und dies alles bezieht sich auf die jungen Puppen, nicht auf die älteren, in welchen schon die Imago ausgebildet ist, und welche bekanntlich mit ihren fertig ausgebildeten Muskeln arbeiten und, wie für Raphidiiden, Chrysopiden, Trichopteren u. s. w. bekannt, noch von der Puppenhaut umgeben, ihren Cocon oder Versteck verlassen, erst nach einigem Herumkriechen die Puppenhaut sprengen und als freie Imago erscheinen.

Auch die im Januar aus ihrem Cocon in der Erde hervorgeholte *Eriocrana (Micropteryx)*-puppe beisst schon mit den Mandibeln, und auch bei ihr sind alle Hinterleibsringe frei. Dagegen sind gerade bei den Macro's letztere gewöhnlich bis auf ein paar Gelenke verwachsen, und dies gilt auch für die Tagfalter, in höherem Maasse für Pieriden (mit 2 Gelenken), Satyriden, mit 1 Gelenk, in höchstem Masse für Lycaeniden, wo alle Ringe verwachsen sind. Das sind also die wirklich unbeweglichen Puppen.

Dagegen ist die Neuropterenpuppe offenbar die Puppe in statu nascendi, und diese ist im allgemeinen gleichmässig oder wenig gefärbt. Dass das Ruhestadium primär an verborgener Stelle verbracht wurde, ist auch nicht mehr als natürlich, die offen auf den Pflanzen oder an anderen Gegenständen vorkommenden Puppen scheinen mir zweifelsohne in Gestalt und Färbung sekundär; bei ihnen treten die gefleckten Formen auf, welche man zur Not auf solche Neuropterenpuppen zurückführen könnte, wenn man überhaupt

solche kennen würde. VAN BEMMELEN's Ansicht, dass diese Tagfalterpuppenfärbung, im besonderen auch die ihrer Flügelscheiden, aus einem Subimagostadium herzuleiten wäre, hat eben nur dann Bedeutung, wenn man sich diese als falterähnlich, flugfähig, vorstellen will, nach Analogie mit der Subimago der Ephemeriden. Es herrscht bekanntlich überhaupt noch keine Einigkeit über die phylogenetische Auffassung der Puppe. Nach POULTON, BOAS, HEYMONS u. a. wäre sie aus einer flugfähigen, der Imago sehr ähnlichen Subimago entstanden; meinerseits stimme ich indessen ganz mit BÖRNER überein, welcher betont hat, dass mit den einen besonderen, altertümlichen Seitenzweig bildenden Ephemeriden hierbei überhaupt nicht zu rechnen ist, und dass die Puppe als ruhendes letztes Larvenstadium zu betrachten ist, welches seine bis zum Verwischen des Larvencharakters gehende Übereinstimmung mit der jeweiligen Imago immer erst sekundär erworben hat. Auch BERLESE ist dieser Ansicht.

Die Puppe der Holometabolen zeigt eben ein wunderbares Gemisch von archaischen und caenogenetischen Merkmalen, und in letzteren sind larvale, imaginale, und spezielle Anpassungen des Puppenstadiums vertreten.

Wenn es noch einigermassen strittig sein kann, ob die Holometabolenpuppe im ersten Anfang aus einer flugfähigen Subimago entstand, so scheint mir die ganz andere Frage, ob die Lepidopteren als solche noch jemals eine flugfähige Subimago besassen, durchaus zu verneinen; die grosse Übereinstimmung der *Micropteryx*- und anderer primitiver Puppen mit den Neuropterenpuppen lässt dies nicht fraglich erscheinen. Selbst wenn dem so wäre, so würde man durch die sich den älteren Gruppen am meisten anschliessenden Puppen noch durchaus nicht zu der gefleckten Subimago geführt, welche für VAN BEMMELEN's Hypothese über die gefleckten Tagfalterpuppen notwendig wäre.

Auch HANDLIRSCH schreibt den Urlepidopteren keine Subimago zu, sondern eine pupa libera, welche schwerlich viel anders ausgesehen haben kann als die *Micropteryx*-Puppe.

Zu weniger wichtigen Einwänden möchte ich noch Folgendes bemerken:

Wenn SCHIERBEEK sagt, dass meine Aussage, es schiene

ziemlich willkürlich, wo das Pigment abgelagert wird, mit seinen Befunden am Raupenkörper nicht stimmt, so bin ich darin ganz einig; die Aussage bezieht sich indessen deutlich genug nur auf die Flügel, und ich habe damit nur sagen wollen, dass eine bestimmte Reihenfolge in den von mir angegebenen Momenten nicht erkennbar ist; so findet man bei Lepidopteren bald nur den Queraderflecken, bald nur die medianen Fleckenreihen, sodass nicht ein bestimmtes Moment immer zuerst erledigt wird. In meinen Zeichnungsmomenten habe ich nur die verschiedenen topographischen Beziehungen zwischen Zeichnung, Flügelform und Geäder registrieren wollen, was natürlich nicht ausschliesst, dass z. B. in der Flügelspitzenfärbung überdies dieselben Momente eine Rolle spielen, wie auf der sonstigen Flügelfläche. Dass Augenflecken von verschiedenartigem Ursprung sind und so bisweilen als durch 2 bogenförmige Primärflecken begrenzt zu bezeichnen sind, habe ich selbst auch betont; in anderen Fällen sind sie aber unzweifelhaft durch Auftreten weisser Kerne in je einem Fleck entstanden, wie bei den Satyriden. BOTKE's Einwände scheinen mir hier von sehr nebensächlicher Natur.

Weil er hervorhebt, dass ich die Lepidopteren und Dipteren von den Neuropteren und nicht im besonderen von den Panorpoidea herleiten will, möchte ich hier noch bemerken, dass ich nur von Neuroptera s. l. gesprochen habe, worunter ich, wie aus meiner Abhandlung genügend hervorgeht, auch die Panorpaten unterbrachte. Ich habe in dieser Frage also keine Stellung genommen, betrachte aber die Panorpaten nicht so tiefgehend von den Neuropteroidea verschieden, als es von HANDLIRSCH angenommen wird.

Dass die Schmetterlingspuppe vorübergehend das Kleid der Raupe zeigen kann, wie POULTON mitteilt, habe ich sehr schön bei einer eben verpuppten *Malacosoma neustria* wahrgenommen. Die Längsstreifen der Raupe sind hier sehr deutlich, und erst nachher tritt die allmähliche Bräunung auf. So findet sich auch in SPULER, Die Raupen der Schmetterlinge Europas, 2e Aufl., p. XIV, die Abbildung einer eben verpuppten *Sphinx ligustri* mit der Schrägstreifung der Raupe. Die hypodermale Pigmentierung wird also nicht ganz vor der Verpuppung zerstört. Auch eine eben verpuppte *Pieris*

brassicae zeigt noch die ausgedehntere Fleckung der Raupe, welche nur teilweise mit der Puppenfleckung übereinstimmt.

Bald werden indessen diese Färbungen von der definitiven, durch dieses Stadium als selbständiges Merkmal erhaltene Färbung verdeckt oder vertauscht. POULTON's Angabe ist demnach richtig, bezieht sich indessen nur auf einen vorübergehenden Zustand, die definitive Puppenfärbung ist eine eigene.

Alles zusammengenommen möchte ich betonen, dass ich meine auf vielseitigem Studium der Entomologie basierten Ansichten im grossen ganzen beibehalten zu können glaube, trotz aller Anerkennung für die unsere spezielleren Kenntnisse der Hepialiden-, der Cossiden-, der Dipteren- und der primären Raupenzeichnung fördernden Angaben, welche die hier besprochenen Arbeiten darbieten.

Ich bleibe also bei der Ansicht, dass die Puppe der Holometabolen als ruhendes letztes Larvenstadium, also nicht als ruhende, sekundär kurzflügelige Subimago zu deuten ist;

dass die Lepidopterenpuppe aus einer solchen ruhenden Neuropteren (s. l.)-puppe entstanden und zunächst einfach beborstet und gleichmässig gefärbt war;

dass auftretende Fleckung bei Larven, Puppen und Imagines sich in erster Instanz an der Einpflanzungstelle der Sinnesborsten bildet;

dass die Fleckung der Tagfalterpuppen von sekundärer Natur ist, deren Vorbilder bei tieferstehenden Insekten nicht bekannt sind, und am allerwenigsten Grund vorliegt, die Zeichnung der Flügelscheiden auf subimaginale Flügel zu beziehen;

dass die Flügelzeichnung der Holometabolen durch verschiedene topographische Momente beherrscht wird, welche ich in meiner Abhandlung p. 56, bzw. 143 aufgeführt habe;

dass bei den Lepidopteren namentlich die medianen Längsreihen eine sehr bedeutende Rolle spielen und in verschiedener Weise spezialisiert bei sehr vielen Schmetterlingen wiederzufinden sind. Dieselben Flecken sind auch schon von SPULER als primär bezeichnet; er hat indessen mehr die von ihnen oft gebildeten Querreihen hervorgehoben, während dies m. Er. eine höhere Stufe ist; die primären Reihen beziehen

sich nur auf je eine Zelle und sind eben wegen der Lage der Zellen Längsreihen; ihre Anzahl richtet sich auch nach der Zellenlänge;

dass kein genügender Grund vorliegt, diese Flecke auf erloschene Queradern zu beziehen, und die Hypothese eines Zusammenhanges wenigstens von sehr mässiger Bedeutung ist, so lange das primäre Muster nicht auf ein bestimmtes Queradersystem zurückführbar ist;

dass es nicht möglich ist, bei den Dipteren eine bestimmte Zeichnungstufe als unzweideutig monophyletisch primär zu deuten, sodass es einstweilen erlaubt bleibt, die allgemein verbreitete Farblosigkeit als Ausgangspunkt zu betrachten;

dass Fälle wie bei den Hepialiden und den Dipteren, wo in mehreren systematischen Kategorien immer dieselben niederen und höheren Zustände nachweisbar sind, eher als Beispiele paralleler Evolution zu betrachten sind, nicht als Rekapitulation eines schon dagewesenen Endzustandes vermittelst beibehaltener Erbmasse.